

## **LAS BOÑIGAS DE VACA, EL ENCESPEDADO DE *POA BULBOSA*, Y LA DIVERSIDAD EN UN PASTIZAL DE DEHESA**

JUAN E. MALO y FRANCISCO SUÁREZ

Departamento Interuniversitario de Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Madrid.  
28049 Madrid (España).

### **RESUMEN**

Se analiza la interacción entre los excrementos de vaca, la cobertura de *Poa bulbosa* y la riqueza de especies en un pastizal del Centro de la Península. Las boñigas eliminan puntualmente el encespedado de *Poa bulbosa*, tardando la misma más de cuatro años en recuperar su cobertura. El resto de las especies son también desplazadas, pero colonizan más rápidamente las teselas ocupadas por antiguas boñigas. Estas especies son además desplazadas del pasto por competencia por *Poa bulbosa*, por lo que las boñigas pueden ayudar a mantener la diversidad del pastizal. Se discute el efecto de este proceso sobre el conjunto del pastizal y en la generación de gradientes asociados al uso ganadero.

**Palabras clave:** Centro de España, competencia, dinámica de pastizales, excrementos, herbívoros, perturbación.

### **INTRODUCCION**

Los pastizales mediterráneos presentan una elevada diversidad, hecho frecuentemente asociado a su larga historia de utilización por los herbívoros (Aschmann, 1973; Montalvo *et al.*, 1993). Asimismo, se ha comprobado que la diversidad de dichos pastizales tiene también su origen en la variabilidad espacial de las condiciones físicas, la fluctuación interanual de la meteorología y la multiplicidad de usos (Montoya *et al.*, 1988; Peco, 1989; Espigares y Peco, 1993, 1995). En estudios sobre la recuperación de los pastizales mediterráneos tras la perturbación (Pineda *et al.*, 1981; Castro *et al.*, 1986; Montalvo *et al.*, 1993; Peco *et al.*, 1993) se ha visto que la diversidad aumenta a lo largo de la sucesión, y que las comunidades maduras pastoreadas son las más diversas. Pese al amplio conocimiento existente, poco se sabe acerca de los mecanismos implicados en el mantenimiento de dicha diversidad. Esto es debido a que la investigación no se ha centrado tanto en los procesos a pequeña escala subyacentes a ella como en el efecto

sobre la composición y estructura del pastizal de procesos a gran escala tales como la roturación, la exclusión del ganado o la meteorología del año.

Una carga moderada de herbívoros puede fomentar la diversidad en los pastizales a través del consumo prioritario de las especies más competitivas, la generación de perturbaciones a diferentes escalas, y, en el caso de los pastizales oligotrofos, aumentando el contenido de nutrientes del suelo (Crawley, 1983; Rosenzweig y Abramsky, 1993; Tilman y Pacala, 1993; Huston, 1994). Los dos últimos procesos, y en especial la relación de la diversidad con la generación de perturbaciones por los herbívoros, son los que han recibido menor atención. La combinación de perturbación con abonado por el ganado resulta especialmente interesante, por cuanto se hallan muy ligadas y pueden jugar, dependiendo de su intensidad, papeles complementarios e incluso contrapuestos en el mantenimiento de la diversidad.

En los pastizales de la Alianza *Trifolio-Periballion*, típicos de los sustratos oligotróficos del occidente Ibérico (Rivas-Goday y Rivas-Martínez, 1963), el análisis de la combinación abonado-perturbación por el ganado resulta de gran interés y puede servir para indagar sobre los mecanismos que mantienen la diversidad. El asentamiento de comunidades maduras y de gran diversidad dominadas por *Poa bulbosa* es dependiente de un abonado más o menos intenso por el ganado (Rivas-Goday y Rivas-Martínez, 1963; Montoya *et al.*, 1988). Sin embargo, la perturbación por el ganado resulta negativa para el encespedado de esta especie (Montserrat, 1980a, b), por lo que un exceso de carga ganadera conduce a la eliminación de este tipo de comunidades. Además, se ha comprobado que *Poa bulbosa* funciona como una especie competitiva respecto al conjunto de las especies del pastizal, de forma que un alto recubrimiento de la especie conduce a la reducción de la diversidad del pasto a pequeña escala (Malo y Levassor, 1996). Por tanto, en este tipo de pastizales la diversidad, la utilización por el ganado, y el encespedado por *Poa bulbosa* se encuentran relacionados entre sí, y muy especialmente a través de la deposición de los excrementos por el ganado, ya que las boñigas son a la vez una fuente de nutrientes y de perturbación. Así, en un trabajo precedente (Malo y Suárez, 1995a) se ha mostrado la generación de calveros por las boñigas en un pastizal, y cómo el pasto crecido en ellos durante los dos años posteriores a la deposición tiene una cobertura baja y está formado por un pequeño número de especies, en su mayoría dispersadas en el propio excremento.

En este contexto, el presente trabajo analiza la dinámica de un pastizal de dehesa asociada a las boñigas de vaca y el encespedado por *Poa bulbosa*. Se estudian, a la escala de 10x10 cm.: (i) el efecto de las boñigas de vaca sobre el encespedado de *Poa bulbosa*, (ii) la recuperación de la cobertura de esta especie en los cuatro años siguientes a

la deposición de las boñigas, y (iii) la relación entre la cobertura de *Poa bulbosa* y la riqueza específica del pastizal. Además, se amplían ahora los datos publicados anteriormente (Malo y Suárez, 1995a) sobre las especies crecidas en las boñigas con los resultados obtenidos ahora para el tercer y cuarto años posteriores a la deposición.

## MATERIAL Y METODOS

### Area de estudio

El estudio se realizó en la finca del Castillo de Viñuelas, una dehesa de unas 3.000 Ha. a 20 km. al Norte de la ciudad de Madrid (40° 37' N, 3° 38' W, 670 m.s.n.m.). La finca se asienta sobre las arcosas miocénicas de la Facies Madrid, que han dado lugar a suelos poco desarrollados del tipo de tierras pardas meridionales con horizontes A-(B)-C (De Miguel, 1988). Climáticamente, el área de estudio se incluye en el piso meso-mediterráneo seco, con una temperatura media anual de 13,5° C, una precipitación media anual de 440 mm. (media de los años 1980 a 1993) y un período seco estival de aproximadamente tres meses y medio.

Las características más importantes de los pastizales, en especial las referidas al efecto del clima, la geomorfología y las roturaciones sobre ellos, pueden encontrarse en Pineda *et al.*, (1981), Castro *et al.*, (1986), Peco (1989), Levassor *et al.*, (1990), y Espigares y Peco (1993, 1995).

En la actualidad la finca tiene un uso mixto ganadero y cinegético, manteniéndose una vacada de 400 avileñas. Las vacas pastan libremente por la finca durante todo el año, si bien su alimentación se ve suplementada en los períodos de mayor escasez.

### Muestreos

Los muestreos fueron realizados en un área de pastizal no roturada en el último siglo, en la que se asienta un pasto dominado por *Poa bulbosa*. En junio de 1990 se marcaron 50 boñigas de vaca recién depositadas. Las boñigas fueron seleccionadas en recorridos al azar en un área de aproximadamente 100x100 m. e identificadas mediante tarjetas de plástico clavadas a ras de suelo.

En la primavera de los cuatro años posteriores se realizó un muestreo cualitativo (presencia/ausencia) de las especies vegetales crecidas sobre las boñigas de vaca y el pasto en que se encontraban. Los muestreos fueron realizados de dos en dos en cuadrados de 10x10 cm., uno centrado en cada boñiga y el otro a 75 cm. en dirección Este, que

hace las veces de muestra control del pasto. Además de apuntarse las especies crecidas en las muestras, se anotó la cobertura de *Poa bulbosa* en ellas según una escala semi-cuantitativa de cuatro clases (0, ausente; 1, <10%; 2, 10-50%; 3, >50%). Debido al desarrollo primaveral del pasto y a incidentes diversos (pisoteo de vacas, paso de maquinaria, pérdida de marcas...), el número de boñigas muestreadas en años sucesivos fué de 39, 38, 36 y 12. De las 50 boñigas iniciales únicamente 8 fueron muestreadas todos los años, ya que varias boñigas no muestreadas un año sí lo fueron el siguiente.

### Análisis de datos

El análisis de los datos se realiza en su mayor parte mediante procedimientos no paramétricos de uso corriente, debido a la falta de normalidad de parte de las series de datos y al carácter semi-cuantitativo de los de cobertura de *Poa bulbosa* (Sokal y Rohlf, 1979). Como única excepción, y debido a la normalidad de los datos y a su robustez para el análisis bifactorial, se analiza mediante un ANOVA la relación del número de especies por muestra del pasto control con la cobertura de *Poa bulbosa* y el año de muestreo.

El efecto de las boñigas sobre la cobertura de *Poa bulbosa* para el conjunto del pastizal fué analizado mediante un modelo que representaría una hectárea de pastizal como un mosaico. Dicho mosaico estaría formado por unidades (teselas) de 10x10 cm., como las utilizadas en el muestreo, caracterizadas por su cobertura de *Poa bulbosa*. Inicialmente, las teselas estaban distribuidas entre las cuatro clases de cobertura de *Poa bulbosa* según unas proporciones ( $p_0$ ,  $p_{0-10\%}$ ,  $p_{10-50\%}$  y  $p_{>50\%}$ ) calculadas a partir de lo observado en las muestras control.

Partiendo de tal situación, se calculó la proporción de teselas en cada una de las cuatro clases de cobertura en función de los dos procesos involucrados: eliminación de la cobertura de la gramínea por deposición de boñigas, y recuperación de la cobertura en ellas en los años siguientes a la deposición. Los cálculos se realizaron suponiendo una distribución al azar de las boñigas y de acuerdo con: (1) la tasa de defecación de las vacas (Welch, 1985), (2) la densidad de vacas y el uso que hacen de los pastizales como el estudiado frente a otras formaciones vegetales de la finca (Malo, 1995), y (3) los datos de cobertura de *Poa bulbosa* obtenidos del muestreo de las boñigas durante los cuatro años posteriores a su deposición.

El modelo se aplicó a tres casos: (a) sin tener en cuenta la deposición de boñigas (situación inicial o "control"), (b) para una densidad de boñigas media, y (c) para una tasa de defecación diez veces superior a la media, que es frecuente encontrar en las áreas próximas a las querencias del ganado (De Miguel, 1988, Malo, 1995, Malo y Suárez,

1995b). La comparación de los casos a y b sirve como aproximación al papel jugado por las boñigas sobre el pastizal en condiciones normales, mientras que la comparación de b y c ejemplifica la diferenciación que puede generarse en el pastizal entre zonas con distinta intensidad de uso por el ganado.

## RESULTADOS

El tapiz de *Poa bulbosa* cubre aproximadamente el 50% de la superficie del pastizal estudiado (Tabla 1). Tal y como es de esperar de la condición de hemicriptófito perenne de esta especie, su cobertura no varía significativamente entre años (test de Kruskal-Wallis,  $H=1,142$ ;  $p=0,767$ ).

Frente a esta estabilidad, las boñigas de vaca eliminan el tapiz de *Poa bulbosa* y éste tarda más de cuatro años en recuperarse (Tabla 1). Así, la especie se encuentra prácticamente ausente el primer año tras la deposición y su cobertura va aumentando de año en año sobre las boñigas (test de Kruskal-Wallis,  $H=18,343$ ;  $p<0,001$ ). No obstante, la superficie de pastizal ocupada por *Poa bulbosa* es significativamente inferior en los lugares donde se depositaron las boñigas que en las muestras control los cuatro años posteriores a la deposición (Tabla 1).

TABLA 1.

**Cobertura de *Poa bulbosa* en los muestreos de las boñigas y los pastizales aledaños los cuatro años posteriores a la deposición, y resultados del test de la U de Mann-Whitney para la comparación anual pastizal-boñigas. En la línea superior se presenta la mediana del valor de cobertura de la especie, y en la inferior se presentan la media y la desviación típica de las variables analizadas.**

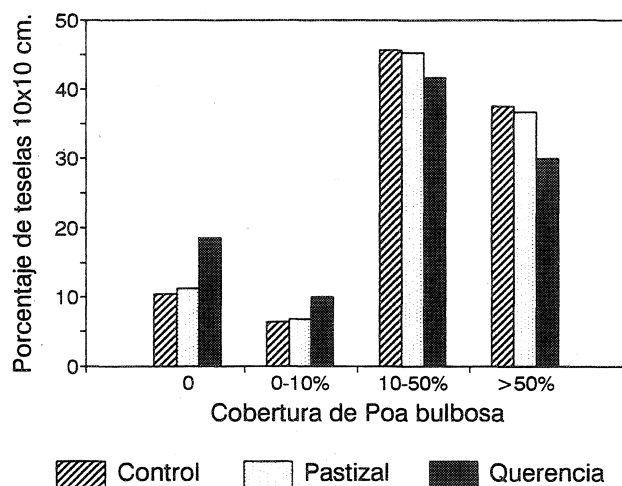
*Poa bulbosa cover of dung pats and pasture samples the four years after deposition and results from the Mann-Whitney U test for the comparison pasture-dung pats. The upper row contains the median of the species' cover, and the lower row the mean  $\pm$  s.d.*

	Años desde la deposición			
	1er año	2º año	3er año	4º año
<b>Pastizal</b>	2,0 2,00 $\pm$ 0,97	2,0 2,16 $\pm$ 0,75	2,0 2,11 $\pm$ 1,04	2,5 2,25 $\pm$ 0,96
<b>Boñigas</b>	0,0 0,44 $\pm$ 0,68	1,0 1,24 $\pm$ 0,91	1,0 1,22 $\pm$ 1,22	2,0 1,50 $\pm$ 1,00
<b>U</b>	1.329,5	1.112,0	904,0	104,0
<b>p</b>	<0,001	<0,001	0,003	0,048
<b>n</b>	78	76	72	24

De acuerdo con el modelo desarrollado, el efecto de las boñigas sobre el encespedado de *Poa bulbosa* es bajo para el conjunto del pastizal, si bien en las áreas en que se agrupan los animales la disminución de la cobertura de la especie puede ser importante (Figura 1). En la simulación realizada con boñigas en una densidad media existe un 9% más de teselas sin *Poa bulbosa*, y un 6% más con una cobertura de la especie menor del 10% que en un hipotético pastizal en el que las boñigas no eliminasen la cobertura de *Poa bulbosa* (situación control). Asociado a este aumento de las teselas con poca cobertura de la gramínea se produce una disminución del 1% y 2% en el número de teselas con coberturas de 10-50% y >50% respectivamente. Sin embargo, en el caso de las proximidades de una querencia del ganado el aumento de las teselas sin *Poa bulbosa*, y de aquéllas con una cobertura inferior al 10%, llega al 64%, y al 47% respecto a la media del pastizal. La disminución de la frecuencia de teselas con mayor cobertura de *Poa bulbosa* afecta en este caso al 8% (10-50%) y 19% (>50%).

FIGURA 1

Efecto de las boñigas sobre la cobertura de *Poa bulbosa* en el pastizal de acuerdo con el modelo desarrollado. Se presenta la distribución porcentual de las teselas de 10x10 cm. entre las cuatro clases de cobertura de *Poa bulbosa* para el hipotético caso de un pastizal sin boñigas ("control"), para la media del pastizal, y para una querencia en que la deposición es diez veces superior a la media del pastizal. *The effect of cattle dung pats on the Poa bulbosa turf pasture following the proposed model. The model has been applied to a hypothetical pasture without cattle and for two cattle densities, the mean of the studied dehesa and a density ten times higher. The figure presents the percentage distribution of pasture 10x10 cm tesserae among the four Poa bulbosa cover classes.*



La deposición de las boñigas no afecta únicamente al encespedado de *Poa bulbosa*, sino al conjunto de las especies del pastizal (Figura 1). El número de especies por muestra es significativamente mayor en los pastizales que en las boñigas un año después de su deposición (U de Mann-Whitney,  $p < 0,05$ ), y muy similar entre ambos tipos de muestras al segundo año (Tabla 2). No obstante, el número de especies por muestra es ligeramente superior (de forma marginalmente significativa) sobre las boñigas de tres años que en los pastizales en que se encuentran, y significativamente superior el cuarto año pese al menor tamaño muestral.

TABLA 2.

**Número de especies por muestra de 10x10 cm. en los muestreos de las boñigas y los pastizales aledaños los cuatro años posteriores a la deposición, y resultados del test de la U de Mann-Whitney para la comparación anual pastizal-boñigas. En la línea superior se presenta la mediana del valor de cobertura de la especie, y en la inferior se presentan la media y la desviación típica de las variables analizadas.**  
*Median of the number of species by 10x10 cm sample on dung pats and control pasture samples during the four years after deposition and results from the Mann-Whitney U test for the comparison pasture-dung pats. The upper row contains the median of the species' cover, and the lower row the mean  $\pm$  s.d.*

	Años desde la deposición			
	1 <sup>er</sup> año	2 <sup>o</sup> año	3 <sup>er</sup> año	4 <sup>o</sup> año
<b>Pastizal</b>	10,0	10,0	7,5	11,0
	10,82 $\pm$ 0,48	9,97 $\pm$ 0,46	8,00 $\pm$ 0,43	10,67 $\pm$ 0,80
<b>Boñigas</b>	5,0	9,0	9,0	14,0
	5,41 $\pm$ 0,58	9,24 $\pm$ 0,53	9,28 $\pm$ 0,50	13,83 $\pm$ 1,10
<b>U</b>	1.198,5	887,0	490,0	37,0
<b>p</b>	<0,001	0,189	0,072	0,041
<b>n</b>	78	76	72	24

La cobertura de *Poa bulbosa* afecta significativamente al número de especies por unidad muestral de 10x10 cm. en el pastizal control ( $F=4,05$ ; 3 g.l.;  $p < 0,01$ ; medias en la Tabla 3). Esto es debido a que las muestras con una cobertura de la gramínea mayor del 50% tienen un número significativamente inferior de especies que aquéllas con una cobertura de *Poa bulbosa* del 0-10% (diferencia media de LSM: -2,98; Tukey HSD test,  $p=0,047$ ) e inferior, aunque sólo de forma marginalmente significativa, que las de cobertura 10-50% (-1,57;  $p=0,060$ ). Igualmente, los inventarios sin *Poa bulbosa* tienen una cantidad de especies algo inferior que aquéllos cubiertos por ella en un 0-10%

(-3,28;  $p=0,099$ ). El número de especies por muestra de pastizal también varía significativamente entre años ( $F=2,74$ ; 3 g.l.;  $p<0,05$ ; medias en la Tabla 3).

TABLA 3.

**Relación entre el número de especies (media±error típico y tamaño muestral) y la cobertura de *Poa bulbosa* en los inventarios del pastizal (control) los cuatro años de muestreo.**

*Relationships between the number of species by pasture (control) sample and its *Poa bulbosa* cover over the four years of study.*

	Cobertura de <i>Poa bulbosa</i>			
	0	< 10%	10 - 50%	>50%
<b>1<sup>er</sup> año</b>	10,6 ± 2,4 n = 5	12,0 ± 3,5 n = 3	11,3 ± 0,5 n = 18	10,0 ± 0,7 n = 13
<b>2<sup>o</sup> año</b>	5,5 ± 0,5 n = 2	12,0 ± 1,0 n = 2	10,5 ± 0,6 n = 22	9,5 ± 0,8 n = 12
<b>3<sup>er</sup> año</b>	7,8 ± 1,4 n = 5	12,0 ± 2,0 n = 2	8,4 ± 0,7 n = 13	7,2 ± 0,5 n = 16
<b>4<sup>o</sup> año</b>	11,0 n = 1	12,0 n = 1	12,2 ± 1,0 n = 4	9,3 ± 1,3 n = 6

## DISCUSIÓN

Los resultados muestran la importancia que tienen las boñigas de vaca sobre la dinámica del pastizal en los puntos en que se depositan, y el efecto diversificador de la comunidad vegetal que ejercen a través de la eliminación del encespedado de *Poa bulbosa*. De esta forma las boñigas juegan el papel de perturbaciones a pequeña escala, que en densidades moderadas pueden favorecer la persistencia de un gran número de especies en estos pastizales. Se comprueba así la importancia de un proceso no estrictamente ligado al consumo de hierba por los herbívoros en la generación de comunidades asociadas al pastoreo.

### Efectos a pequeña escala

Las boñigas de vaca dan lugar en el pastizal a perturbaciones libres de *Poa bulbosa*. Este hecho posiblemente se deba a la muerte de las plantas por los productos contenidos en el excremento o por su descomposición, ya que las reservas contenidas en los bulbos de *Poa bulbosa* deberían servirle a esta especie para crecer de nuevo en otoño a



través de la capa de excremento. En los pastizales mediterráneos la descomposición de las boñigas por los insectos coprófagos casi no tiene lugar debido a la rápida creación de una corteza superficial dura (Galante *et al.*, 1991), lo que puede favorecer una fermentación más larga de los mismos que provoque la muerte de las plantas subyacentes. El efecto sobre los coprófagos de los antiparasitarios administrados a las vacas podría facilitar también la persistencia de las boñigas (Wall y Strong, 1987; Lobo y Veiga 1990), aunque este hecho parece tener poca importancia en pastizales como el estudiado (Lumaret *et al.*, 1993).

Debido a la supresión de las plantas y semillas subyacentes a las boñigas, la regeneración de los huecos creados por ellas depende del crecimiento lateral de las especies perennes (Welch, 1985) y del aporte de semillas. En este aporte de semillas juegan un papel primordial las incluidas en el propio excremento (Malo y Suárez, 1995a), posiblemente debido a una baja capacidad dispersiva de muchas herbáceas (Peart, 1989a; Milberg, 1993). Así, los huecos generados por las boñigas sin semillas (p.e. los de invierno) se regeneran muy despacio, mientras que sobre los excrementos cargados de semillas crecen teselas de pastizal dominadas por las especies presentes en el excremento (Malo y Suárez, 1995a, b). El aumento de la frecuencia en el pastizal de las especies diseminadas en los excrementos se ha comprobado en los dos primeros años de colonización de las boñigas (datos publicados en Malo y Suárez, 1995a), y este efecto es aún patente el tercer año tras la deposición, cuando dos especies diseminadas en los excrementos (*Biserrula pelecinus* y *Trifolium campestre*) fueron significativamente más frecuentes en los puntos anteriormente ocupados por excrementos que en el conjunto del pastizal (test exacto de Fisher,  $p < 0,05$ ). En este momento, *Poa bulbosa* era la única especie cuya frecuencia (además de cobertura) sobre las boñigas era significativamente inferior que en los pastizales de sus alrededores.

La colonización lateral de las boñigas por *Poa bulbosa* tiene lugar más lentamente que la instalación de las especies anuales a partir de semillas, lo que tiene importantes efectos para la riqueza específica de estos puntos. Así, la cobertura de la gramínea sobre las boñigas no alcanza los niveles del pastizal circundante después de cuatro años, pero la densidad de especies (número de especies por 100 cm<sup>2</sup>) en ellos va aumentando año tras año hasta superar la densidad de especies del pastizal control. La elevada densidad de especies de las boñigas de tres y cuatro años podría estar asociada a la lentitud colonizadora de *Poa bulbosa*. Se ha comprobado que a la escala estudiada los puntos del pastizal (control) con mayor cobertura de la gramínea tienen una densidad de especies inferior que los que tienen una cobertura intermedia, lo que parece indicar que las especies anuales prosperan en las antiguas boñigas gracias a la baja cobertura de *Poa*

*bulbosa*. Este mismo hecho se ha constatado a una escala algo superior (20x20 cm.) en un majadal extremeño (Malo y Levassor, 1996), y se puede deber a que las especies anuales crecen casi únicamente en los huecos no ocupados por macollas de la especie perenne dominante (Peart, 1989b).

Todo ello muestra el carácter microsucesional de la evolución del pasto que tiene lugar de forma puntual sobre las boñigas. La deposición del excremento da lugar a una perturbación (Pickett y White, 1985) en la que se elimina la vegetación. A partir de ese momento se produce una colonización por parte de otras especies (ruderales o fugitivas según las diferentes clasificaciones) de gran capacidad dispersiva y resistencia a las condiciones adversas de la perturbación, especialmente su fácil desecación. El número de especies aumenta progresivamente, favorecidas en el pastizal oligotrofo por los nutrientes del excremento (Rosenzweig y Abramsky, 1993), y se va produciendo una colonización de *Poa bulbosa*, también dependiente de la riqueza en nutrientes (Rivas-Goday y Rivas-Martínez, 1963; Montoya *et al.*, 1988). Esta gramínea funciona como una especie competitiva (Grime, 1979) de desarrollo más lento pero con capacidad para desplazar a las especies pioneras. A consecuencia de esa microsucesión, el pasto alcanza con el tiempo, en el lugar de la deposición, una situación de mayor madurez (con gran cobertura de *Poa bulbosa*) y menor riqueza específica (Tilman y Pacala, 1993; Huston, 1994; Malo y Levassor, 1996).

### Efectos sobre la comunidad vegetal

Esta dinámica entre especies funciona tal y como se ha mostrado en modelos de perturbación - colonización - desplazamiento competitivo, y favorece el mantenimiento de la diversidad específica de la comunidad vegetal bajo una intensidad intermedia de perturbación (Denslow, 1985; Caswell y Cohen, 1991). La sucesión de procesos: defecación - colonización por anuales - encespedado de *Poa bulbosa*, aumenta la superficie disponible para las especies fugitivas. En este sentido, la diseminación de las semillas por los mamíferos herbívoros puede ser de un gran valor para estas especies, ya que funciona como un mecanismo direccional que les asegura la dispersión hasta el punto en que se genera una perturbación (Janzen, 1984).

La importancia espacial del proceso en el conjunto del pastizal estudiado es limitada, debido a la escasa superficie cubierta anualmente por las boñigas, aunque en las áreas de concentración del ganado sí puede ser importante. Suponiendo una distribución homogénea del ganado, equivalente en este caso a 0,28 vacas/Ha., se ha comprobado el mínimo efecto de las boñigas sobre el encespedado de *Poa bulbosa* en el pastizal. No

obstante, en áreas más frecuentadas por las vacas (en las proximidades de las querencias) puede haber un 64% más de suelo sin *Poa bulbosa* y un 47% más de superficie con una cobertura de la especie inferior al 10%.

En dehesas con una mayor densidad de vacas (p. ej. 0,5 vacas/Ha., Montoya *et al.*, 1988), o en otros pastizales dominados por *Poa bulbosa* en los que se ha aumentado la carga ganadera gracias a la suplementación con piensos y forrajes (Montoya, 1983), el desplazamiento del encespedado debe tener lugar de forma más acentuada. Teniendo en cuenta la irregularidad espacial del uso por el ganado y el carácter continuo de esta variación, resulta fácil suponer el papel del proceso estudiado en la generación de gradientes en el pastizal.

Aunque los valores calculados tienen sólo un carácter aproximativo, muestran el papel que juegan las boñigas del ganado bovino a través del desplazamiento de la especie dominante, en la generación de comunidades vegetales asociadas al uso ganadero. En los cálculos realizados se han obviado algunos procesos como la disgregación de parte de las boñigas frescas por los escarabajos coprófagos en momentos de mayor humedad ambiental (Dickinson y Craig, 1990), y que la cobertura de *Poa bulbosa* en las boñigas de cinco años puede ser aún inferior a la del pastizal. No obstante, la eliminación del encespedado de *Poa bulbosa* por las boñigas y la subsiguiente colonización por especies ruderales concuerdan con los conocimientos existentes sobre pastizales como el estudiado, si bien el papel de las semillas incluidas en el excremento puede modificar su interpretación. Así, la predominancia de especies como *Poa annua*, *Geranium molle*, *Urtica urens* o *Bromus hordeaceus* en los sitios donde se acumulan los excrementos del ganado (Rivas-Goday y Rivas-Martínez, 1963) puede estar parcialmente motivada por el aporte de sus semillas con el excremento (Malo y Suárez, 1995a, c), independientemente de que dichas especies crezcan y se reproduzcan de una forma muy activa en las áreas más perturbadas y nitrificadas por los herbívoros (Grime *et al.*, 1988). De la misma forma, es lógico que las áreas en que no se concentra el ganado tengan una mayor cobertura de *Poa bulbosa* (Montserrat, 1980a, b), aunque los requerimientos en nutrientes de *Poa bulbosa* lleven a que la especie domine sólo en áreas relativamente abonadas (Rivas-Goday y Rivas-Martínez, 1963; Montoya, 1983).

Por último, estos resultados muestran el funcionamiento de un mecanismo de mantenimiento de la diversidad en los pastizales asociado a los herbívoros y no estrictamente ligado al consumo prioritario de ciertas especies (Crawley, 1983). En general, el efecto de los herbívoros sobre la vegetación se ha abordado desde la óptica del consumo de las plantas, pero existen también otros procesos importantes aunque menos estudiados. Las perturbaciones asociadas a las boñigas, al igual que las debidas al piso-

teo y escarbado (Gibson, 1989), o la nitrificación por los orines (Steinauer y Collins, 1995), pueden tener importantes efectos para el mantenimiento de la diversidad en los pastizales. Además, estos procesos dependen del tipo de herbívoro, lo que aumenta las posibilidades de mantenimiento de una elevada diversidad en sistemas extensivos de uso múltiple como los característicos del Mediterráneo.

## AGRADECIMIENTOS

Betsabé Jiménez y Catherine Levassor colaboraron en los muestreos y en la identificación de algunas plantas. Laparanza S.A., propietaria del Castillo de Viñuelas, nos permitió trabajar durante este período en la finca. Este trabajo fué financiado parcialmente por la DGICYT a través de su proyecto PB 91-0020, y por una beca del programa de F.P.I. concedida por la Comunidad de Madrid a Juan E. Malo.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ASCHMANN, H., 1973. Man's impact on the several regions with Mediterranean climates. En: *Mediterranean Type Ecosystems. Origin and Structure*, 363-371. Ed. F. DI CASTRI, H.A. MOONEY. Springer-Verlag, Berlín (Alemania).
- CASTRO, I.; STERLING, A.; GALIANO, E.F. 1986. Multi-species pattern analysis of Mediterranean pastures in three stages of ecological succession. *Vegetatio*, **68**, 37-42.
- CASWELL, H.; COHEN, J.E., 1991. Communities in patchy environments: a model of disturbance, competition and heterogeneity. En: *Ecological Heterogeneity*, 97-122. Ed. J. KOLASA, S.T.A. PICKETT. Springer-Verlag. Nueva York (EE.UU.).
- CRAWLEY, M.J., 1983. *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions*. Blackwell Scientific Publications, 437 pp. Oxford (Reino Unido).
- DE MIGUEL, J.M., 1988. *Estructura de un sistema silvopastoral de dehesa. Vegetación, hábitats y uso del territorio por el ganado*. Tesis Doctoral, 291 pp. Universidad Complutense de Madrid (España).
- DENSLOW, J.S., 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. En: *The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics*, 307-323. Ed. S.T.A. PICKETT, P.S. WHITE. Academic Press, Londres (Reino Unido).
- DICKINSON, C.H.; CRAIG, G., 1990. Effects of water on the decomposition and release of nutrients from cow pats. *New Phytol.*, **115**, 139-147.
- ESPIGARES, T.; PECO, B., 1993. Mediterranean pasture dynamics: the role of germination. *J. Veg. Sci.*, **4**, 189-194.
- ESPIGARES, T.; PECO, B., 1995. Mediterranean annual pasture dynamics: impact of autumn drought. *J. Ecol.*, **83**, 135-142.
- GALANTE, E.; GARCÍA-ROMAN, M.; BARRERA, I.; GALINDO, P., 1991. Comparison of spatial distribution patterns of dung-feeding Scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) in wooded and open pastureland in the Mediterranean "dehesa" area of the Iberian Peninsula. *Environmental Entomology*, **20**, 90-97.

- GIBSON, D.J., 1989. Effects of animal disturbance on tallgrass prairie vegetation. *Am. Midl. Nat.*, **121**, 74-78.
- GRIME, J.P., 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons. 518 pp. Chichester (Reino Unido).
- GRIME, J.P.; HODGSON, J.G.; HUNT, R., 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Unwin Hyman, 742 pp. Londres (Reino Unido).
- HUSTON, M.A., 1994. *Biological diversity. The coexistence of species in changing landscapes*. Cambridge University Press. 681 pp. Cambridge (EE.UU.).
- JANZEN, D.H., 1984. Dispersal of small seeds by big herbivores: foliage is the fruit. *Am. Nat.*, **123**, 338-353.
- LEVASSOR, C.; ORTEGA, M.; PECO, B., 1990. Seed bank dynamics of Mediterranean pastures subjected to mechanical disturbance. *J. Veg. Sci.*, **1**, 339-344.
- LOBO, J.M.; VEIGA, C.M., 1990. Interés ecológico y económico de la fauna coprófaga en pastos de uso ganadero. *Ecología*, **4**, 313-331.
- LUMARET, J.P.; GALANTE, E.; LUMBRERAS, C.; MENA, J.; BERTRAND, M.; BERNAL, J.L.; COOPER, J.F.; KADIRI, N.; CROWE, D., 1993. Field effects of ivermectin residues on dung beetles. *J. Appl. Ecol.*, **30**, 428-436.
- MALO, J.E., 1995. *La endozoocoria por mamíferos herbívoros en una dehesa del centro de la Península Ibérica*. Tesis Doctoral, 257 pp. Universidad Autónoma de Madrid (España).
- MALO, J.E.; LEVASSOR, C., 1996. Efecto de la cobertura de *Poa bulbosa* sobre la riqueza específica a pequeña escala de un majadal. *Actas de la XXXVI Reunión Científica de la SEEP*, 139-143.
- MALO, J.E.; SUÁREZ, F., 1995a. Establishment of pasture species on cattle dung pats. The role of endozoochorally dispersed seeds. *J. Veg. Sci.*, **6**, 169-174.
- MALO, J.E.; SUÁREZ, F., 1995b. Cattle dung and the fate of *Biserrula pelecinus* L. (Leguminosae) in a Mediterranean Pasture: seed dispersal, germination and recruitment. *Bot. J. Linn. Soc.*, **118**, 139-148.
- MALO, J.E.; SUÁREZ, F., 1995c. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean 'dehesa'. *Oecologia*, **104**, 246-255.
- MILBERG, P., 1993. Seed bank and seedlings emerging after soil disturbance in a wet semi-natural grassland in Sweden. *Ann. Bot. Fenn.*, **30**, 9-13.
- MONTALVO, J.; CASADO, M.A.; LEVASSOR, C.; PINEDA, F.D., 1993. Species diversity patterns in Mediterranean grasslands. *J. Veg. Sci.*, **4**, 213-222.
- MONTOYA, J.M., 1983. *Pastoralismo mediterráneo*. Monografías del ICONA N° 25, 162 pp. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid (España).
- MONTOYA J.M.; MESÓN M.L.; RUÍZ DEL CASTILLO J., 1988. *Una dehesa testigo. La dehesa de Moncalvillo*. ICONA, 134 pp. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Madrid (España).
- MONTERRAT, P., 1980a. Los factores que aceleran el encespedado estabilizador. *Pastos*, **10**, 5-8.
- MONTERRAT, P., 1980b. El ganado lanar y majadeo en Extremadura. *Pastos*, **10**, 13-16.
- PEART, D.R., 1989a. Species interactions in a successional grassland. I. Seed rain and seedling recruitment. *J. Ecol.*, **77**, 236-251.
- PEART, D.R., 1989b. Species interactions in a successional grassland. III. Effects of canopy gaps, gopher mounds and grazing on colonization. *J. Ecol.*, **77**, 267-289.
- PECO, B., 1989. Modelling Mediterranean pasture dynamics. *Vegetatio*, **83**, 269-276.

- PECO, B.; SUÁREZ, F.; JIMÉNEZ, B.; HERRANZ, J.; MALO, J.E.; LEVASSOR, C., 1993. *Recomendaciones para la gestión y conservación del medio natural frente a los cambios de uso relacionados con la política agraria comunitaria*. ICONA-U.A.M. 225 pp. Informe inédito.
- PICKETT, S.T.A.; WHITE, P.S., 1985. Patch dynamics: a synthesis. En: *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, 371-384. Ed. S.T.A. PICKETT, P.S. WHITE. Academic Press, Londres (Reino Unido).
- PINEDA F.D.; NICOLAS, J.P.; POU, A.; GALIANO, E.F., 1981. Ecological succession in oligotrophic pastures of Central Spain. *Vegetatio*, **44**, 165-176.
- RIVAS-GODAY, S.; RIVAS-MARTÍNEZ, S., 1963. *Estudio y clasificación de los pastizales españoles*. Publicaciones del Ministerio de Agricultura. 269 pp. Madrid.
- ROSENZWEIG, M.L.; ABRAMSKY, Z., 1993. How are diversity and productivity related? En: *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*, 52-65. Ed. R.E. RICKLEFS, D. SCHLUTER. The University of Chicago Press. Chicago.
- SOKAL, R.R.; ROHLF F.J., 1979. *Biometría*. Herman Blume. 832 pp. Madrid.
- STEINAUER, E.M.; COLLINS, S., 1995. Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. *Ecology*, **76**, 1195-1205.
- TILMAN, D.; PACALA, S., 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*, 13-25. Ed. R.E. RICKLEFS, D. SCHLUTER. The University of Chicago Press. Chicago (EE.UU.).
- WALL, R.; STRONG, L., 1987. Environmental consequences of treating cattle with the antiparasitic drug ivermectin. *Nature*, **327**, 418-421.
- WELCH, D., 1985. Studies in the grazing of heather moorland in North-East Scotland. IV. Seed dispersal and plant establishment in dung. *J. Appl. Ecol.*, **22**, 461-472.

## CATTLE DUNG PATS, *POA BULBOSA* TURF, AND THE DIVERSITY OF A 'DEHESA' PASTURE

### SUMMARY

The interactions of cattle dung pats, the *Poa bulbosa* Turf and the number of species in a pasture is analyzed at a 10x10 cm scale, through a four-year monitoring of 50 dung pats. Dung pats eliminate the *Poa bulbosa* Turf, and its recovering takes more than four years. The rest of the species are also displaced by dung pats, but they colonize the gaps much faster. Thus, the number of species by sample is significantly smaller on dung pats the first year after deposition (5.4 vs. 10.8), not distinguishable the second and third years (9.2 vs. 10.0 and 9.3 vs. 8.0), and significantly higher the fourth year after deposition (13.8 vs. 10.7). These results seem to be associated to the competitive behaviour of *Poa bulbosa*. This species colonizes the gaps slowly, but it is able to displace other species from them. The effect of the process is relatively small for the whole pasture due

to the small area covered by dung pats. However, due to the unevenness of dung deposition it can contribute to the development of pasture gradients of composition and diversity associated to grazing.

**Key words:** Central Spain, competition, disturbance, dung, herbivores, pasture dynamics.